SITOGENETIESE STUDIES IN DIE GENUS ORNITHOGALUM L.

I. INLEIDENDE OORSIG*

R. DE V. PIENAAR

(*Departement Erflikheidsleer, S.E. Landboukollege, Universiteit van Stellenbosch*)

(Met Plate XV—XXI)

SAMEVATTING

Die chromosoomaantalle van dertig van die bekendste Suid-Afrikaanse Ornithogalum spesies (tjienkerientjees) is getabuleer en hulle idiogramme uitgebeeld. 'n Oorsig is gelewer van die kariotipes verhoudelik tot die taksonomie van die genus en die vasstelling van spesiesverwantskappe; die monosporiese Polygonum-tipe van kiemsakontwikkeling by *O. thyrsoides* Jacq. en *O. virens* Lindl.; en die resultate van geïnduseerde poliploïdie, inter- en intraspesieskruisings. Die voorkoms van introgressiewe verbastering, sitoplasmiese manlikonvrugbaarheid, en selfonverenigbaarheid in die genus *Ornithogalum* is aangemeld.

ABSTRACT

The chromosome numbers of thirty South African species including hundred and twenty forma, varieties, and ecotypes of *Ornithogalum* are listed and the idiogrammes of the most important types are illustrated. A review is given of the karyotypes and the genetic relationship between species, the results of polyploidisation, inter- and intraspecific hybridization, and the monosporic Polygonum-type of embryo sac development in *O. thyrsoides* Jacq. and *O. virens* Lindl. Examples are given of the occurrence of introgressive hibridisation, cytoplasmic male sterility and selfincompatability in the genus *Ornithogalum*.

INLEIDING

Die ontwikkeling van die biosistematiek waarin veral klem op populasiestudies en die gebruik van sitologiese en genetiese metodes gelê word, het 'n geweldige invloed op die taksonomie gehad en van groot nut geblyk om die evolusiegeskiedenis en verwantskappe van baie plante te bepaal. Hierdie eksperimentele taksonomie wat nie net van die gewone morfologiese en anatomiese eienskappe gebruik maak nie, maar ook uit ondersoeke oor fisiologiese gedrag, variërende ekologiese toestande, geografiese verspreiding, embriologiese ontwikkeling, serologiese wisselwerkings, biochemiese samestelling en veral uit

* Referaat gelewer tydens die 2de Kongres van die Suid-Afrikaanse Genetiese Vereniging, 1–4 Oktober 1962.

sitologiese kenmerke en die sitogenetika van hibriede getuienis put, streef om die werklike aard van die taksa en hul onderlinge verwantskappe uiteen te sit. Weens gebrek aan ruimte kan 'n uiteensetting van die biosistematiese, eksperimenteeltaksonomiese en geen-ekologiese bevindings, konsepte, en terminologiese definisies nie hier gegee word nie, en daar word in dié verband na die werke van Anderson, Avdulov, Babcock, Clausen, Darlington, Dobzhansky, Goodspeed, Gustafsson, Kihara, Lewis, Löve, Sears, Stebbins, Turesson, e.a., wat in die meegaande bibliografie aangegee is, verwys. Uit al hierdie werke is dit duidelik dat veral sitologie en sitogenetika van besondere belang is om die probleme in die taksonomie en evolusie te help oplos, maar dat die bevindings van die ander studierigtings ook geraadpleeg moet word aleer enige beslissende gevolgtrekkings getref kan word. Heelwat informasie met betrekking tot die verwantskappe tussen die taksonomiese taksa: spesies, subspesies, variëteite en forma, of om die biosistematiese kategorieë van senospesies, ekospesies en ekotipe te gebruik, is uit 'n vergelykende studie van hulle chromosome, veral ten opsigte van hulle aantal en morfologie verkry, want dit is waargeneem dat evolusionêre ontwikkeling dikwels gepaard gaan met veranderings in die chromosoomaantal en -morfologie. Die mate van strukturele homologie tussen die chromosome van die verskillende taksa kan verder veral uit die meiotiese paringskonfigurasies in die hibriede se sporosiete afgelei word.

Die genus *Ornithogalum* L. waaraan die bekende tjienkerientjee, *O. thyrsoides* Jacq. behoort, word geklassifiseer onder die tribus Scilleae van die familie Liliaceae. Die genus is van aansienlike ekonomiese belang vir die tuinboubedryf want sedert ongeveer vyf-en-twintig jaar gelede is 'n sterk uitvoermark vir die blomme en bolle van *O. thyrsoides* en *O. lacteum* in Europa en Amerika opgebou. Aan die anderkant moet sorg gedra word dat plantmateriaal van hierdie soorte nie saam met hooi gemeng raak nie, want dit is bekend dat dit die dood van vee veroorsaak het. *Ornithogalum* is 'n besonder groot genus en volgens die Index Kewensis (uit Leighton, 1944) kom daar ongeveer 245 spesies oor die wêreld voor waarvan 120 alleen in Suid-Afrika, insluitende Suidwes Afrika, aangetref word.

In haar taksonomiese hersiening van die Suid-Afrikaanse *Ornithogalum* spesies, onderskei Leighton (1944, 1945) 80 verskillende soorte. Die grootste konsentrasie van spesies kom inderdaad in Suid-Afrika, en wel in die Kaapprovinsie, voor, en volgens Feinbrun (1941) het die genus alhier ontstaan en in die vroeë tertiêre tydperk voor die skeiding van Afrika en Suid-Amerika, na die ander wêrelddele versprei, veral na die Mesogene koninkryk waar die tweede groot sentrum van spesiesontwikkeling plaasgevind het.

Daar die genus so groot en wyd versprei is, is dit te verstane dat dit besonder baie taksonomiese probleme oplewer. Sommige taksa is veral moeilik om te onderskei en dit is ondervind dat materiaal vanaf dieselfde plant wat op ver-

skillende tye aan taksonome voorgelê is, identifiseer is as behorende aan twee of selfs drie spesies. Alhoewel Leighton (1944, 1945) se klassifikasiesleutel baie kunsmatig is en tot 'n groot mate baseer is op eienskappe wat by die verskillende ekotipes taamlik varieer (bv. die morfologie van die meeldrade) en sodoende oorvleueling veroorsaak, is dit nogtans die enigste basis waarop 'n sitotaksonomiese ondersoek gebou kan word.

Sitologiese en sitotaksonomiese studies is reeds voorheen met Ornithogalum gedoen (sien verwysings in Darlington en Wylie, 1955; Neves, 1952). In dié verband kan veral die monumentele werk van Neves (1950, 1952, 1953, 1956) hoofsaaklik op Europese spesies, en dié van De Wet (1957) op die Suid-Afrikaanse spesies, genoem word. Soos uit Tabel I blyk, stem De Wet se bevindings, wat op mikrotoomsnitte van wortelpunte baseer is, in baie gevalle nie ooreen met die huidige nie. 'n Paar spesies se chromosoomaantalle is nie alleen verskillend nie, maar volgens De Wet se idiogramme van die verskillende spesies is al die chromosome metasentries of submetasentries, terwyl die huidige ondersoek aangetoon het dat die chromosome van meeste spesies inderdaad akrosentries is, met die kort arm gewoonlik besonder klein (Plate XV, XVI en XVII). In hierdie lig gesien, moet die akkuraatheid van De Wet se bevindings in twyfel getrek word.

Materiaal en Metodes

Plante van soveel taksa (spesies, forma, ekotipes, ens.) as moontlik is oor die hele Suid-Afrika, en veral die Kaapprovinsie, versamel en in potte geplant. Die identifikasie van die plante is in oorleg met die taksonome van die Compton Herbarium, Kirstenbosch, en in navolging van Leighton (1944, 1945) se klassifikasiesleutel en beskrywings gemaak. Die sitologiese ondersoek is met behulp van die Leuko-basiese-fuksien-papdruk tegniek, soos deur Pienaar (1955) beskryf, gedoen, aangesien dit baie sekuurder studies moontlik maak as die mikrotoömsnitmetode. Die kariotipes waarvan die idiogramme saamgestel is, is aanvanklik teen 'n vergroting van 4000× geteken met behulp van 'n Carl Zeiss mikroskoop wat toegerus is met die nuwe tipe Carl Zeiss tekenapparaat. Gewoonlik is 'n aantal C-metafase plate van ten minste drie plante bestudeer voordat die idiogram saamgestel is. Die fotos is geneem en afgedruk soos beskryf in Pienaar (1955).

Bevindings

Die chromosoomaantalle van die verskillende spesies, gerangskik volgens Leighton (1944, 1945) se klassifikasiesleutel, word in Tabel I aangegee. Die idiogramme van sommige spesies word in meegaande Plate XV, XVI en XVII illustreer.

TABEL 1

Die chromosoomaantalle van Suid-Afrikaanse Ornithogalumsoorte, gerangskik volgens Leighton (1945) se klassifikasiesleutel.

Spesies volgens Leighton (1944, 1945)	2n aantal	Herkoms of versamelplek	Vorige bevindings
O. miniatum Jacq.	12	Assegaaibosch, Vanwyksdorp	12: De Wet (1957)
(Oranjekleurige tipe)	12	Brandwag, Worcester	
„	12	Caledon	
„	12	De Wet, Worcester	
„	12	Humansdorp	
„	12	Klipdale	
„	12	Koo	
„	12	Skerpioenheuwel, Worcester	
„	12	Tulbagh	
„ v. vandermerwei	12	Riviersonderend	
O. miniatum Jacq. (Wit en room tipes)	12	Barrington	
„	12	Bloukrans	
„	12	Harkerville	
„	12	Karatara	
„	(24)	Karatara	
„	12	Kruisfontein	
„	12	Montagu	
„	12	Ruiterbosch	
O. fergusoniae L. Bolus	12	Kruisfontein	
O. flavissimum Jacq.	12	De Rust, Oudtshoorn	12: De Wet (1957)
„	(12 + 5B)	De Rust, Oudtshoorn	
„	12	Keurboomsrivier	
„	12	Prins Alfred-pas	
„	12	Riviersonderend	
„	12	Robberg	
„	12	Stanford	
„	12	Cultivar ex John Innes	
O. ceresianum Leighton	12	Swaarmoedpad, Ceres	
O. hermannii Leighton	12	Hopefield	
„	12	Citrusdal	
„	12	Moorreesburg	
O. alticolum Leighton	12	Bredasdorp	12: De Wet (1957)
„	12	Bredasdorp—Klipdalepad	
„	12	Caledon	
„	12	Ceres	
„	12	Lindeshof	
„	12	Swellendam	
O. leipoldtii L. Bolus	12	Citrusdal—Clanwilliampad	10: De Wet (1957)
„	12	Ex Botaniese Tuin, Stellenbosch	
„	12	Pakhuispas, Clanwilliam	
„	12	Van Rhynsdorp	
O. lacteum Jacq.	12	Aurora, Piketberg	32: Sato (1942), Namajima (1936)
„	12	Darling	12: De Wet (1957)

TABEL 1

Die chromosoomaantalle van Suid-Afrikaanse Ornithogalumsoorte, gerangskik volgens Leighton (1945) se klassifikasiesleutel.

Spesies volgens Leighton (1944, 1945)	2n aantal	Herkoms of versamelplek	Vorige bevindings
,,	12	Elandsbaai	
,,	12	Pakhuispas, Clanwilliam	
O. lacteum forma β Leighton	12	Grahamstad	
O. lacteum forma	10	Calvinia	
,,	10	Sutherland	
O. fimbrimarginatum Leighton	12 (18)	Haelhoeksneeukop, Du Toitskloof	
,,	12	Jan du Toitskloof	
O. pruinosum Leighton	12	Kamieskroon, Lokaliteit 1	
,,	12	Kamieskroon, Lokaliteit 2	
,,	12	Loeriesfontein	
,,	12	Roggeveld, Calvinia	
,,	12	Van Rhynsdorp	
O. thyrsoides Jacq.	12	Bokbaai	12: Neves (1953)
,,	12	Ceres	12: De Wet (1951)
,,	12	Citrusdal	
,,	12	Clanwilliam	
,,	12	Darling	
,,	12	Durbanville	
,,	12	Elsenburg	
,,	12	Gordonsbaai	
,,	12	Heidelberg	
,,	12	Jonkershoek	
,,	12	Kirstenbosch	
,,	12	Kruisfontein	
,,	12	Laingsburg	
,,	12	Leipoldtville	
,,	12	Malmesbury	
,,	12	Mamre—Bokbaaipad	
,,	12	Paleisheuwel	
,,	12	Porterville	
,,	12	Sandveld	
,,	12	Swellendam	
,,	12	Stellenbosch	
,,	12	Welgevallen, Stellenbosch	
,,	12	Wellington	
O. thyrsoides forma η Leighton	12	Calvinia	
,,	12	Kamieskroon	
,,	12	Springbok	
,,	12	Vredendal	
O. thyrsoides forma ι	12	Alexandria	
O. thyrsoides forma ι Leighton	12	Grahamstad Lokaliteit 1	
,,	12	Grahamstad Lokaliteit 2	

TABEL 1

Die chromosoomaantalle van Suid-Afrikaanse Ornithogalumsoorte, gerangskik volgens Leighton (1945) se klassifikasiesleutel.

Spesies volgens Leighton (1944, 1945)	2n aantal	Herkoms of versamelplek	Vorige bevindings
„	12 (18)	Grahamstad Lokaliteit 3	
„	12	Prins Albert	
O. thyrsoides cultivar	12	Pietermaritzburg	
„	12	Port Elizabeth	
O. thyrsoides dubbelblom cultivar	18	Ex Botaniese Tuin, Stellenbosch	
O. conicum Jacq.	12	Ex Botaniese Tuin, Stellenbosch	
„	12	Houthoek, Sutherland	
„	12	Nieuwoudtville	
O. conicum var. strictum Leighton	12	Clanwilliam	
O. synanthifolium Leighton	12	Umtata	12: De Wet (1957)
O. ranunculoides L. Bolus	12	Kamieskroon	
„	12	Brandewynsbank, Okiep	
O. maculatum Jacq.	12	Clanwilliam	14: De Wet (1957)
„	12	Touwsrivier	
„	12 (24)	Tulbaghkloof Tulbaghkloof	
O. maculatum var. speciosum (Bak.)	12	Garies	14: De Wet (1957)
O. maculatum var. speciosum (Bak.) Leighton	12	Kamieskroon, Lokaliteit 1	
„	12	Kamieskroon, Lokaliteit 2	
„	12	Nieuwoudtville	
„	12	Springbok	
O. maculatum var. splendens (L. Bolus) Leighton	12	Roggeveld, Calvinia	14: De Wet (1957)
O. marlothii Leighton	24	Springbok	
O. hispidum Hornem.	20	Jonkershoek	
O. attenuatum Leighton	12	Paleisheuwel	
O. graminifolium Thumb.	12	Jonkershoek	
O. leptophyllum Bak.	12	Witwatersrand	
O. subulatum Bak.	10	Grahamstad	
O. virens Lindl.	6	Lourenço Marques	6: Quintanihla & Cabral. (1947); Weyers & Reusch (1952)
O. setifolium Kunth	8	Heuningneskloof, Fauresmith	8, 12: De Wet (1957)
O. caudatum Jacq.	18	Pietermaritzburg	54: Neves (1956) 54: Therman (1951) 32–36: Heitz (1926)
O. pretoriense Bak.	12	Witwatersrand	50: De Wet (1957)

TABEL 1

Die chromosoomaantalle van Suid-Afrikaanse Ornithogalumsoorte, gerangskik volgens Leighton (1945) se klassifikasiesleutel.

Spesies volgens Leighton (1944, 1945)	2n aantal	Herkoms of versamelplek	Vorige bevindings
O. ecklonii Schlecht.	10	Ex Botaniese Tuin, Stellenbosch	10: Therman (1951); Person (1959) as *O. graminifolium*
	10	Ex John Innes Hort. Inst.	12: De Wet (1957)
O. flavovirens Bak.	10	Grahamstad	
O. prasinum Lindl.	16	Heuningneskloof, Fauresmith	12, 14: De Wet (1957)
O. saundersiae Bak.	14	Nelspruit	12: De Wet (1957)
,,	14	Ex Kirstenbosch	

Weens gebrek aan ruimte kan ’n volledige uiteensetting van die bevindings nie hier gegee word nie, en moet daar volstaan word met die mededeling dat die meeste ondersoekte spesies ’n somatiese chromosoomaantal van 12 het, wat blykbaar die primitiewe diploïedeaantal is.

Die O. miniatum-maculatum groep se haploïde komplement van $x=6$ bestaan basies uit vier lang chromosome, ’n medium lange, en ’n korterige chromosoom. Die grootte van ’n spesies of ekotipe se chromosome kan egter verskillend wees van dié van ’n ander, en die grootte van die kort arms, asook die posisie van die sekondêre insnoerings, het kariotipiese verskille tot gevolg (sien Plate XV, XVI en XVII). Die algemene ooreenkoms in hierdie groep se kariotipes word gerugsteun deur die feit dat meiotiese sinapse by ’n aantal interspesies-hibriede grotendeels normaal is. Die enigste noemenswaardige kariotipiese afwyking in hierdie groep is dié van *O. lacteum forma* vanaf Calvinia en Sutherland met $2x = 10$. Hierdie senospesies wat inderdaad glad nie met enige van die ander *O. lacteum* ekotipes kruis nie en as sodanig as ’n volwaardige spesies beskou kan word (in navolging van Dobzhansky, 1951, bl. 262, se definisie van ’n spesies) se kariotipe, het blykbaar uit die primitiewe tipe ontstaan deur middel van ’n sentriese vereniging (as gevolg van ’n translokasie) tussen twee lang akrosentriese chromosome (waarskynlik chromosome 1 en 4) aangesien een van die haploiede stel se chromosome byna tweekeer so lank is as die normale lang chromosome en daarby metasentries is. Dit is ’n uitsonderlike verskynsel by plante volgens Swanson (1957) en word hoofsaaklik by diere aangetref waar dit ’n belangrike rol in die evolusie van die kariotipe speel.

Ander kariotipiese bevindings waarop die aandag gevestig kan word, is:

(*a*) Die besondere ooreenkoms tussen die idiogramme van die verskillende biotipe van *O. miniatum* en wel beide oranje en wit tipes;

(*b*) die ooreenkoms tussen die idiogramme van *O. miniatum*, *O. fergusoniae* en *O. flavissimum*, wat gerugsteun word deur die kruisings en sitogenetiese bevindings (sien hieronder) en dus Leighton (1944) se vermoede staaf dat hulle net een spesies saamstel;

(*c*) dat *O. ceresianum* se kariotipe meer ooreenstem met dié van *O. thyrsoides* as met dié van *O. flavissimum* of *O. hermannii* waarmee dit in Leighton (1944, 1945) se sleutel saamgegroepeer is—kruisings het inderdaad ook aangetoon dat *O. thyrsoides* en *O. ceresianum* besonder kruisvrugbaar is;

(*d*) dat alhoewel *O. hermannii* en *O. thyrsoides* besonder kruisvrugbaar is (sien hieronder) hulle idiogramme effens van mekaar verskil;

(*e*) dat daar tussen die Caledon biotipe van *O. alticolum* aan die een kant en die Ceres en Swellendam biotipes aan die ander kant, groter kariotipiese verskille voorkom as tussen sommige spesies;

(*f*) dat die idiogram van *O. lacteum forma β* van Grahamstad meer ooreenstem met dié van *O. synanthifolium* van Umtata as dié van die ander *O. lacteum* biotipes;

(*g*) dat daar 'n taamlike variasie voorkom (alhoewel op 'n klein skaal) tussen die idiogramme van die verskillende *O. thyrsoides* ekotipes;

(*h*) dat *O. ranuculoides* en *O. maculatum* se kort chromosoom metasentries of effens submetasentries is in teenstelling met die ander soorte waar dit akrosentries is;

(*i*) dat *O. maculatum* se langste chromosoom (chromosoom 1) se kort arm 'n lang sekondêre insnoering of SAT-streek tussen die sentromeer en die satelliet bevat, terwyl die ander spesies een, twee of selfs drie sekondêre insnoerings aan die punte van die lang arms het;

(*j*) dat bogemelde veranderings relatief klein morfologiese en kariotipiese veranderings daarstel en daar dus, uitgesonderd die *O. lacteum* forma van Sutherland min groot chromosoomveranderings tydens spesiesevolusie in hierdie groep plaasgevind het.

Alhoewel sporadiese triploiede en tetraploiede plante in sommige andersins diploiede populasies waargeneem is (*O. miniatum*, *O. fimbrimarginatum*, en *O. thyrsoides forma l.*) en die gevolg is van die vorming van diploiede gamete wat veral aansienlik kan wees in die geval van die stuifmeelkorrels (sien ook Tabel II), het poliploïdie in die O. miniatum-maculatum groep geen belangrike rol in die evolusionêre ontstaan van 'n spesies gespeel nie. Die bevinding van De Wet (1957) dat *O. miniatum* Jacq. var. *vandermerwei* Leighton tetraploied is kan dus nie sonder meer aanvaar word nie, veral daar dit nie bekend is hoeveel plante ondersoek is nie; 'n aantal plante wat waarskynlik aan hierdie variëteit

behoort, is op die proefplaas Tygerhoek, Riviersonderend, versamel, en hulle het almal 'n chromosoomaantal van 2x = 12 gehad. Inderdaad is dusver net een duidelike geval van poliploïdie by *Ornithogalum* aangetref en wel by *O. marlothii* wat aan die O. marlothii-subulatum groep van spesies behoort. Dit het vier stelle van die basiese chromosoomaantal van 6 in die somatiese selle, maar die chromosome is heelwat kleiner as by die ander spesies.

Die groep O. marlothii-subulatum word ook gekarakteriseer deur 'n basiese aantal van x = 6 (Tabel I, Plaat XVII), maar by *O. subulatum* Bak. met 2x = 10 en *O. hispidum* Hornem. met 2n = 20 het aneuploïdie en poliploïdie 'n rol by spesiesvorming gespeel. By *O. hispidum* het die kort chromosome verlore gegaan voor of na poliploïdie plaasgevind het. *O. graminifolium* Thunb. het 12 en nie 10 somatiese chromosome soos Therman (1951) en Person (1959) aangegee het nie; die plant wat hulle ondersoek het, behoort inderdaad nie aan hierdie spesies nie, maar wel aan *O. ecklonii* Schlecht.

In die groep O. virens-prasinum kom verskeie somatiese aantalle voor en varieer van 6 tot 18 (tot 54 volgens Neves, 1956). Aneuploïdie of translokasies, en poliploïdie het skynbaar 'n belangrike rol in die groep se evolusionêre divergensie gespeel. Behalwe *O. prasinum* wat 6 lang chromosome in die haploiede genoom het, besit die ander spesies almal net 3 lang chromosome en 'n variërende aantal van x = 6 (Tabel I, Plaat XVII), maar by *O. subulatum* Bak. met 2x = 10 genetiese belang te wees. *O. prasimum* (2n = 16) kan dus moontlik 'n poliploied wees, alhoewel die chromosoomaantal as sodanig nie daarop dui nie, terwyl *O. caudatum*—Pietermaritzburg biotipe—(2n = 18) egter 'n diploied is. Soos hieronder aangedui is onder die sitogenetika van die hibriede (sien ook Plaat V) word mutlivalente translokasiekomplekse gevorm wat daarop dui dat translokasies 'n rol gespeel het by die ontstaan van sommige kariotipes. Die chromosoom- en chromatiedbrûe tydens MI dui ook op inversies.

'n Laaste groep waarvan *O. saundersiae* Bak. die enigste bestudeerde voorbeeld is, is nie net morfologies verskillend van die vorige groepe nie, maar ook kariotipies. Dit is die spesies waarin die langste chromosome voorkom.

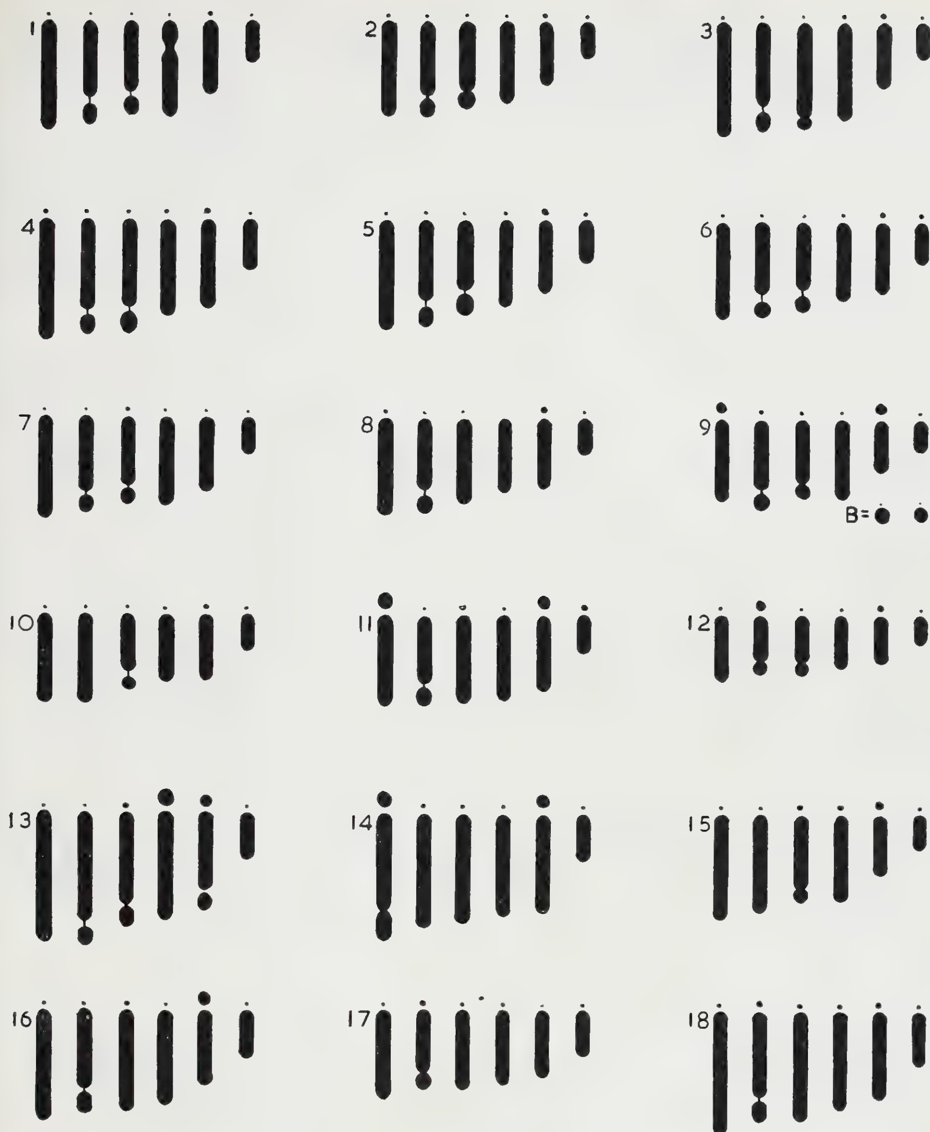
Hierdie vier groepe waarvan die eerste, nl. die O. miniatum-maculatum groep, ooreenstem met die seksie Caruelia (Parl.) van Bentham en Hooker, terwyl die O. virens-prasinum groep weer in hulle seksie Beryllis (Salisb.) val, word verder gekarakteriseer deur die feit dat kruisings tussen spesies wat aan verskillende groepe behoort nie moontlik is nie.

Ten einde verdere gegewens m.b.t. die verwantskappe tussen spesies in te samel, is reeds 4,763 verskillende inter- en intraspesieskruisings, terugkruisings, dubbelkruisings en selfbestuiwings tot op hede gemaak. Die belangrikste F_1 hibriede wat hieruit verkry is en tot blom gekom het, word in Tabel II opgesom. Dit is waargeneem dat die voorkoms van die stuifmeelkorrels wat met 1 : 1

TABEL 2

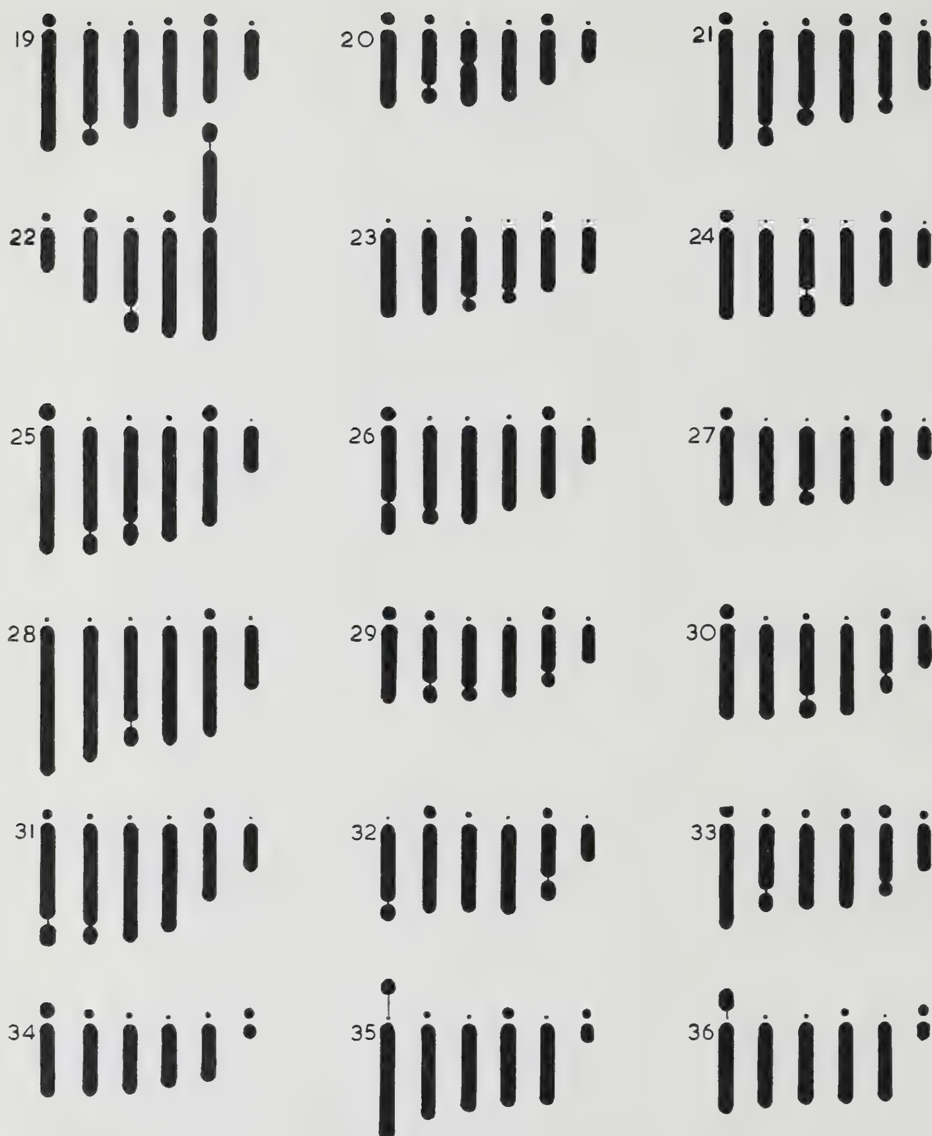
Die belangrikste ornithogalum inter- en intraspesies hibriede en die voorkoms van hul met Gliserol-asynkarmyn-gekleurde stuifmeelkorrels.

Vroulike Spesiesouer	Manlike Spesiesouer	Hibried Nr.	Voorkoms van Stuifmeelkorrels
O. alticolum Bredasdorp	O. fimbrimarginatum Haelhoek-sneeukop	640	Meestal dowwe korrel net 'n paar normale korrels.
O. alticolum Bredasdorp	O. flavissimum Ex John Innes Hort. Inst.	234	Baie min normale korrels.
O. alticolum Bredasdorp	O. flavissimum Touwsrivier	221	Min vrugbare korrels.
O. alticolum Bredasdorp	O. flavissimum Stanford	230	Min normale korrels waarvan baie 2x is.
O. alticolum Bredasdorp	O. flavissimum Prins Alfredpas	648	Minder as 50% normale korrels.
O. alticolum Bredasdorp	O. miniatum (oranje) Albertinia	233	Ongeveer 50% normale korrels.
O. alticolum Bredasdorp	O. thyrsoides Bokbaai	1163	Minder as 50% normale korrels.
O. alticolum Caledon	O. fergusoniae Kruisfontein	653	Minder as 50% normale korrels.
O. conicum Ex Bot. Tuin, Stellenbosch	O. thyrsoides Bokbaai	387	Net 'n paar normale korrels waarvan meeste 2x is.
O. conicum Ex Bot. Tuin, Stellenbosch	O. thyrsoides cultivar Port Elizabeth	388	Net 'n paar normale korrels wat 2x is.
O. conicum var. strictum Ex Bot. Tuin, Stellenbosch	O. lacteum Darling	390	Feitlik geen normale korrels nie.
O. fergusoniae Kruisfontein	O. alticolum Caledon	533	Minder as 50% normale korrels.
O. fergusoniae Kruisfontein	O. fimbrimarginatum Haelhoek-sneeukop	531	Baie min normale korrels.
O. fergusoniae Kruisfontein	O. miniatum (oranje) Caledon	535	Ongeveer 50% normale korrels.
O. flavissimum Harkerville	O. miniatum (oranje) Caledon	515	Minder as 50% normale korrels.
O. flavissimum Ex John Innes Hort. Inst.	O. flavissimum De Rust	156	?
O. flavissimum Ex John Innes Hort. Inst.	O. flavissimum Touwsrivier	157	?
O. flavissimum Ex John Innes Hort. Inst.	O. leipoldtii Ex Bot. Tuin, Stellenbosch	19	Minder as 50% normale korrels.
O. flavissimum John Innes Hort. Inst.	O. miniatum (oranje) Riversdal	154	
O. flavissimum Prins Alfredpas	O. fimbrimarginatum Haelhoek-sneeukop	423	Minder as 50% normale korrels.
O. flavissimum Prins Alfredpas	O. flavissimum Stanford	116	?
O. flavissimum Prins Alfredpas	O. leipoldtii Ex Bot. Tuin, Stellenbosch	419	Minder as 50% normale korrels.
O. flavissimum Prins Alfredpas	O. miniatum (oranje) Humansdorp	115	?
O. flavissimum Prins Alfredpas	O. miniatum (oranje) Tulbagh	424	Ongeveer 50% normale korrels.
O. flavissimum Robberg	O. fergusoniae Kruisfontein	1127	Feitlik 100% normale korrels.
O. flavissimum Robberg	O. miniatum (oranje) Caledon	1117	Feitlik 100% normale korrels.
O. flavissimum Robberg	O. miniatum (oranje) Van Wyksdorp	1118	Fietlik 100% normale korrels.
O. flavissimum Stanford	O. alticolum Bredasdorp	151	Feitlik geen normale korrels.
O. flavissimum Stanford	O. fergusoniae Kruisfontein	461	Minder as 50% normale korrels.
O. flavissimum Stanford	O. miniatum (oranje) Humansdorp	149	?
O. flavissimum Villiersdorp	O. thyrsoides forma η Springbok	1047	Min normale korrels.
O. lacteum Darling	O. fergusoniae Kruisfontein	362	Geen normale korrels.
O. lacteum Darling	O. flavissimum Villiersdorp	1045	Enkele normale korrels met reuse grootte.
O. leipoldtii Ex Bot. Tuin, Stellenbosch	O. alticolum Caledon	1603	Taamlik baie dowwe korrels.
O. leipoldtii Ex Bot. Tuin, Stellenbosch	O. flavissimum Robberg	1608	Net enkele normale korrels.
O. miniatum (wit) Bloukrans	O. fimbrimarginatum Haelhoek-sneeukop	920	Baie min normale korrels.
O. miniatum (wit) Bloukrans	O. thyrsoides forma L Prins Albert	921	Feitlik 100% normale korrels.
O. miniatum (oranje) Bredasdorp—Klipdale	O. alticolum Bredasdorp	174	Minder as 50% normale korrels.
O. miniatum (oranje) Caledon	O. thyrsoides forma L Grahamstad	1140	Feitlik 100% normale korrels.
O. miniatum (wit) Karatara	O. alticolum Caledon	948	Minder as 50% normale korrels.
O. miniatum (wit) Karatara	O. fergusoniae Kruisfontein	952	?
O. miniatum (wit) Karatara	O. fimbrimarginatum Haelhoek-sneeukop	959	Baie min normale korrels.
O. miniatum (wit) Karatara	O. miniatum (oranje) Van Wyksdorp	954	Min dowwe korrels—meestal normaal.
O. miniatum (wit) Karatara	O. thyrsoides Laingsburg	958	Ongeveer 50% normale korrels.
O. miniatum (wit) Ruiterbosch	O. thyrsoides forma L Grahamstad	976	Feitlik 100% normale korrels 2x korrels volop.



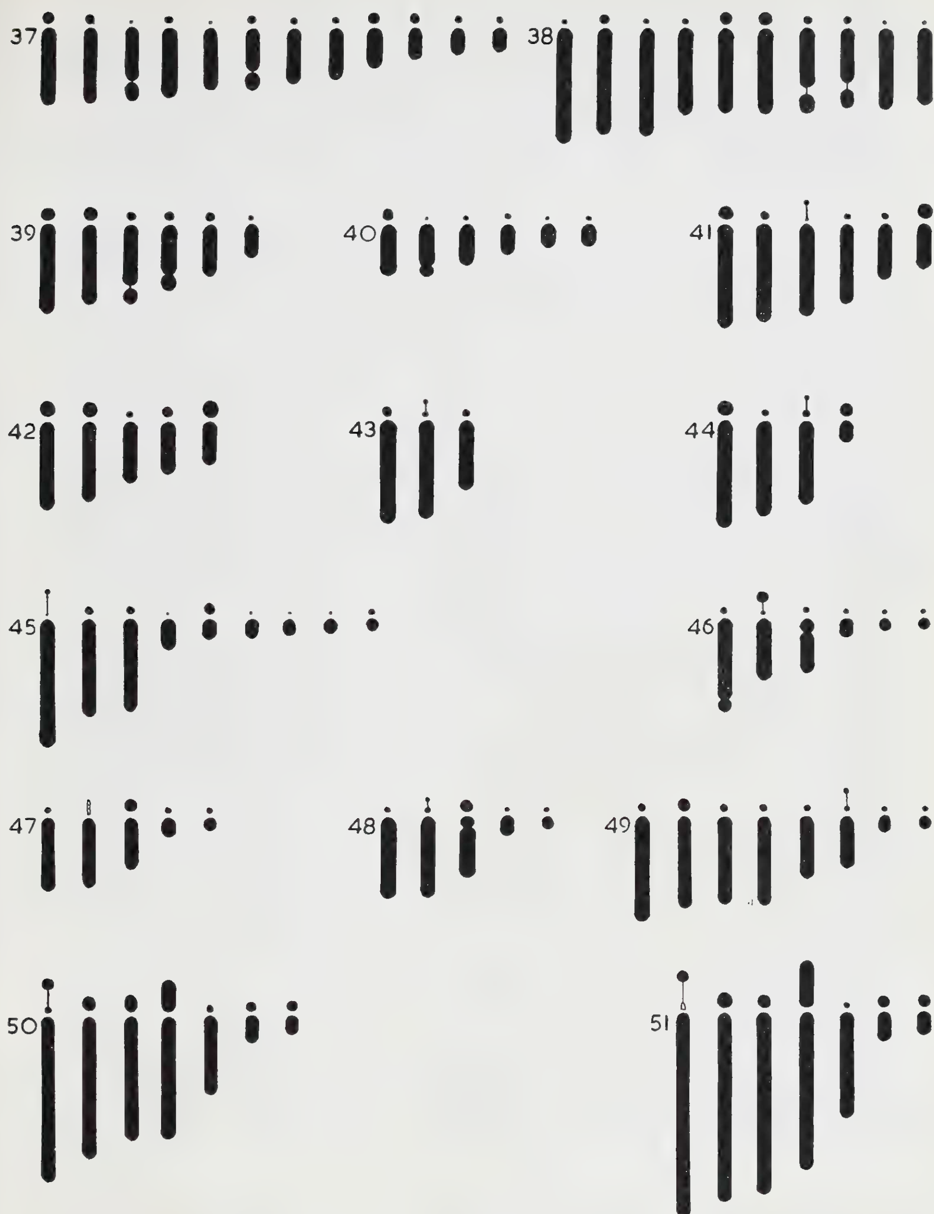
PLAAT XV.

Idiogramme van die haploïede chromosoomkomplemente van verskillende Ornithogalum spesies: (1) *O. miniatum* (oranje), Humansdorp; (2) *O. miniatum* (oranje), Montagu; (3) *O. miniatum* (oranje), Tulbagh; (4) *O. miniatum var. vandermerwei* (geel), Riviersonderend; (5) *O. miniatum* (wit), Montagu; (6) *O. miniatum* (wit), Ruiterbosch; (7) *O. fergusoniae*, Kruisfontein; (8) *O. flavissimum*, Robberg; (9) *O. flavissimum*, De Rust; (10) *O. flavissimum*, Stanford; (11) *O. ceresianum*, Ceres; (12) *O. hermannii*, Citrusdal; (13) *O. hermannii*, Moorreesburg; (14) *O. alticolum*, Caledon; (15) *O. alticolum*, Ceres; (16) *O. alticolum*, Swellendam; (17) *O. leipoldtii*, Clanwilliam; (18) *O. leipoldtii*, Pakhuispas (x3000).



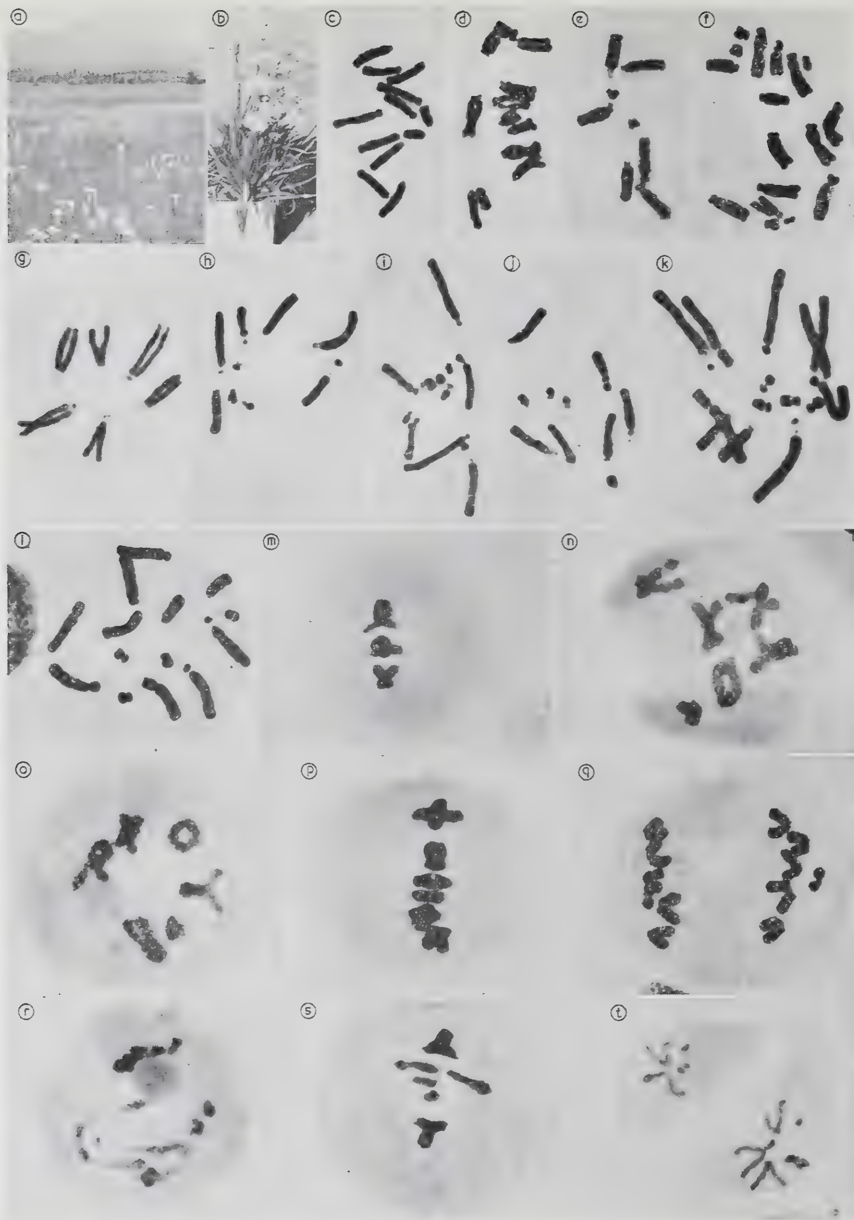
PLAAT XVI.

Idiogramme van die haploïede chromosoomkomplemente van verskillende Ornithogalum spesies (vervolg): (19) *O. lacteum*, Aurora; (20) *O. lacteum*, Pakhuispas; (21) *O. lacteum* forma β, Grahamstad; (22) *O. lacteum* forma, Sutherland; (23) *O. fimbrimarginatum*, Jan du Toitskloof; (24) *O. pruinosum*, Kamieskroon; (25) *O. thyrsoides*, Bokbaai; (26) *O. thyrsoides*, Elsenburg; (27) *O. thyrsoides*, Paleisheuwel; (28) *O. thyrsoides*, Welgevallen, Stellenbosch; (29) *O. thyrsoides*, Swellendam; (30) *O. thyrsoides* forma η, Springbok; (31) *O. thyrsoides* forma, Grahamstad; (32) *O. conicum* var. *strictum*, Clanwilliam; (33) *O. synanthifolium*, Umtata; (34) *O. ranunculoides*, Kamieskroon; (35) *O. maculatum* var. *speciosum*, Kamieskroon; (36) *O. maculatum* var. *splendens*, Roggeveld (x3000).



PLAAT XVII.

Idiogramme van die haploïede chromosoomkomplemente van verskillende Ornithogalum spesies (vervolg): (37) *O. marlothii*, Springbok; (38) *O. hispidum*, Jonkershoek; (39) *O. attenuatum*, Paleisheuwel; (40) *O. graminifolium*, Jonkershoek; (41) *O. leptophyllum*, Witwatersrand; (42) *O. subulatum*, Grahamstad; (43) *O. virens*, Lourenco Marques; (44) *O. setifolium*, Fauresmith; (45) *O. caudatum*, Pietermaritzburg; (46) *O. pretoriense*, Witwatersrand; (57) *O. flavovirens*, Grahamstad; (48) *O. ecklonii*, ex Botaniese Tuin Stellenbosch; (49) *O. prasinum*, Fauresmith; (50) *O. saundersiae*, ex Nas. Bot. Tuin Kirstenbosch; (51) *O. saundersiae*, Nelspruit (x3000).



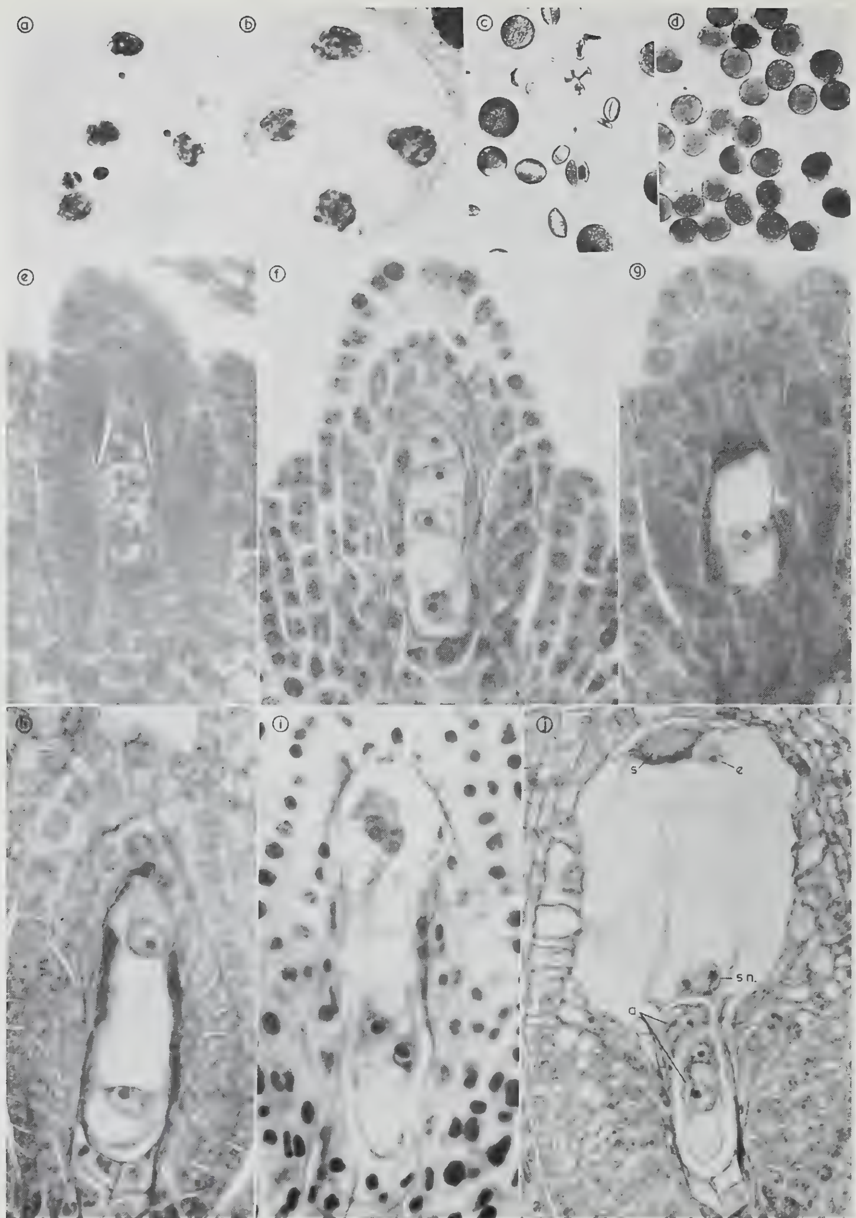
Plaat XVIII.

(*a*) *O. thyrsoides* populasie op Elsenburg, distr. Stellenbosch; (*b*) *O. thyrsoides*, Kirstenbosch biotipe; (*c–l*) C-metafases in wortelpuntselle van: (*c*) *O. thyrsoides*, Kirstenbosch, x1000; (*d*) *O. leptophyllum*, Witwatersrand, x1000; (*e*) *O. setifolium*, Heuningneskloof, Fauresmith, x1000; (*f*) *O. prasinum*, Heuningneskloof, Fauresmith, x1000; (*g*) *O. virens*, Lourenco Marques, x1400; (*h*) F_1: *O. virens* x *O. pretoriense*, x1400; (*i*) *O. pretoriense*, Witwatersrand, x1400; (*j*) *O. ecklonii*, ex Botaniese Tuin, Stellenbosch, x1400; (*k*) *O. saundersiae*, Nelspruit, Tvl., x1250; (*l*) *O. saundersiae*, ex Nas. Bot. Tuin, Kirstenbosch, x1250; (*m–t*) Meiose in mikrosporosiete van: (*m*) *O. virens*, Lourenco Marques, Metafase I, x1000; (*n*) *O. flavissimum*, ex John Innes Inst., diakinese, x1000; (*o–q*) *O. thyrsoides*, Kirstenbosch: (*o*) diakinese, x1000; (*p*) Metafase I, x1000; (*q*) Anafase I, x1000; (*r–t*) *O. ecklonii*, ex Bot. Tuin, Stellenbosch: (*r*) vroeë diakinese, x1000; (*s*) Metafase I, x1000; (*t*) Metafase II—dui in hierdie geval dat die skeiding tydens Anafase I abnormaal was sodat een van die diade se selle vier en die ander ses chromosome ontvang het, x1000.



Plaat XIX.

(*a*) *O. virens*, Lourenco Marques, links, en F_1 *O. virens* x *O. pretoriense*, regs; (*b*) *O. pretoriense*, Witwatersrand; (*c*) F_1 *O. pretoriense* ♀ x *O. virens* ♂, links, en F_1 *O. virens* ♀ x *O. pretoriense* ♂, regs; (*d–f*) Meiose in mikrosporosiete van *O. virens*, (*d*) diakinese, x1000, (*e*) metafase I x1000 (*f*) anafase I x1000; (*g–j*) Meiose in mikrosporosiete van *O. pretoriense*, (*g*) vroeë metafase I, (*h*) metafase I wat twee inmekaargeskakelde bivalente vertoon, x1000, (*i*) vroeë anafase I, x1000 (*j*) anafase I, x1000; (*k–q*) Meiose in mikrosporosiete van F_1 *O. virens* x *O. pretoriense*, (*k*) metafase I, vertoon multivalente en monovalente, x875, (*l*) selfde as (*k*) x2000, (*m*) metafase I, al die chromosome het sinapse ondergaan om multivalente te vorm, x2000, (*n*) metafase I, vertoon multivalente en 'n monovalent, x2000, (*o*) anafase I met 'n chromosoombrug, x875, (*p*) anafase I met chromatiedbrug, x875, (*q*) anafase I met betreklik ,,normale" skeiding, x875.



PLAAT XX.

(*a–c*) F_1 *O. virens* x *O. pretoriense*, vervolg: (*a*) abnormale „tetrade" met talle mikrokerne, x750; (*b*) Oënskynlik normale tetrade, x750; (*c*) Stuifmeel, grotendeels abortief, x75; (*d*) *O. virens* normale stuifmeel x75; (*e–j*) Makrosporogenese en makrogametogenese by *O. thyrsoides*, Elsenburg biotipe: (*e*) Telofase II van makrosporogenese in saadknop; (*f*) Tetrade van vier makrospore met chalazale makrospoor reeds vergroot; (*g*) Chalazale makrospoor het verder vergroot om eenkernige kiemsak te vorm terwyl die orige drie makrospore degenereer het; (*h*) Tweekernige kiemsak; (*i*) Vierkernige kiemsak; (*j*) Volwasse kiemsak; toon een van twee sinergiede, *s*, die eisel, *e*, die sekondêre kern, of versmeltingskern, *s.n.*, kort na vereniging van die polare kerne, en die drie antipodale selle, *a*, in die haustoriumagtige uitgroeisel van die kiemsak.

TABEL 2

Die belangrikste ornithogalum inter- en intraspesies hibriede en die voorkoms van hul met Gliserol-asynkarmyn-gekleurde stuifmeelkorrels.

Vroulike Spesiesouer	Manlike Spesiesouer	Hibried Nr.	Voorkoms van Stuifmeelkorrels
O. pruinosum Loeriesfontein	O. flavissimum Robberg	1102	Feitlik geen normale korrels.
O. thyrsoides Bokbaai	O. lacteum forma Sutherland	1269	Baie normale korrels dog almal 4x.
O. thyrsoides Bokbaai	O. thyrsoides Kruisfontein	1285	Taamlik dowwe korrels.
O. thyrsoides Bokbaai	O. thyrsoides Sandveld	1288	Feitlik 100% normale korrels.
O. thyrsoides Darling	O. hermannii Moorreesburg	671	Feitlik 100% normale korrels.
O. thyrsoides Darling	O. thyrsoides Clanwilliam	685	Feitlik 100% normale korrels.
O. thyrsoides Darling	O. thyrsoides forma η Kamieskroon	688	Baie min normale korrels.
O. thyrsoides Elsenburg	O. thyrsoides Bokbaai	1190	Meestal normale korrels—net 'n paar dowwe korrels.
O. thyrsoides Heidelberg	O. thyrsoides Durbanville	883	Net 'n paar normale korrels.
O. thyrsoides Heidelberg	O. thyrsoides Elsenburg	885	Net 'n paar normale korrels.
O. thyrsoides Heidelberg	O. thyrsoides Porterville	267	Feitlik geen normale korrels.
O. thyrsoides forma η Kamieskroon	O. alticolum Bredasdorp	904	Manlik onvrugbaar.
O. thyrsoides Kruisfontein	O. thyrsoides Elsenburg	1307	Feitlik 100% normale korrels.
O. thyrsoides Porterville	O. thyrsoides Bokbaai	994	Taamlik dowwe korrels.
		1335	Feitlik 100% normale korrels.
O. thyrsoides Porterville	O. thyrsoides Sandveld	1338	Meestal normale korrels.
O. thyrsoides forma ι Prins Albert	O. alticolum Caledon	999	Minder as 50% normale korrels.
O. thyrsoides Sandveld	O. thyrsoides Elsenburg	1348	Taamlik dowwe korrels.
O. thyrsoides Sandveld	O. thyrsoides Kruisfontein	1352	Bykans 50% normale korrels.
O. thyrsoides forma η Springbok	O. flavissimum Villiersdorp	1046	Manlik onvrugbaar.
		1041	Manlik onvrugbaar.
O. thyrsoides cultivar	O. thyrsoides	1319	Baie dowwe en 2x korrels.
Port Elizabeth	Bokbaai	991	Minder as 50% normale korrels.
O. thyrsoides cultivar Port Elizabeth	O. thyrsoides Porterville	988	Bykans 50% normale korrels.
O. thyrsoides cultivar Port Elizabeth	O . thyrsoides Sandveld	1322	Bykans 50% normale korrels.
O. ecklonii Ex John Innes Hort. Inst.	O. ecklonii Ex Bot. Tuin, Stellenbosch	25	Normale stuifmeelkorrels.
O. virens M.V.[1] Lourenco Marques	O. caudatum Pietermaritzburg	201	?
O. virens M.O.[2] Lourenco Marques	O. caudatum Pietermaritzburg	202	?
O. virens Lourenco Marques	O. ecklonii Ex John Innes Hort. Inst.	24	?
Hibried 24 selfbestuif		193	Normale stuifmeelkorrels.
O. virens M.O. Lourenco Marques	O. ecklonii Ex Bot. Tuin, Stellenbosch	203	?
O. virens M.O. Lourenco Marques	O. prasinum Heuningneskloof, Fauresmith	206	?
O. virens Lourenco Marques	O. pretoriense Witwatersrand	3a	Geen vrugbare stuifmeel.
Hibried 3a	O. virens Lourenco Marques	11	?

[1]M.V. = Manlikvrugbaar
[2]M.O. = Manlikonvrugbaar.

gliserol-asynkarmyn gekleur is 'n redelike goeie maatstaf van vrugbaarheid verskaf, aangesien die plante met min oënskynlik normale stuifmeelkorrels baie minder vrugbaar is as diegene wat baie oënskynlik normale stuifmeelkorrels produseer. Uit hierdie bevindings blyk dit dat meeste van Leighton (1944, 1945) se spesies wel op hierdie status geregtig is, aangesien daar 'n mate van onvrugbaarheid by meeste hibriede waar te neem is. Alleen die kruisings:

1. *O. flavissimum* (geel) × *O. miniatum* (oranje);
   O. flavissimum (geel) × *O. fergusoniae* (geel);
   O. miniatum (wit) × *O. thyrsoides forma l.*;
   O. miniatum (oranje) × *O. thyrsoides forma l.*; en

2. *O. thyrsoides* × *O. hermannii*, het hibriede gelewer wat feitlik 100% normale stuifmeel produseer. Die spesies binne (1) en (2) respektiewelik kan dus alleen op ekotipiese status aanspraak maak.

By meeste van die hibriede word nogtans vrugbare stuifmeel gevorm en kan daar dus gene-uitruiling tussen die spesies plaasvind. Inderdaad word hierdie verskynsel in die natuur aangetref:

(1) In die buitewyke van Citrusdal groei *O. thyrsoides* en *O. hermannii* deurmekaar en is talle hibriede van allerlei tussentipes waargeneem.

(2) Hoewel *O. alticolum* en *O. miniatum* (oranje) grotendeels verskillende ekologiese behoeftes openbaar (eersgenoemde kom meer in die vleierige dele van die Caledon-Bredasdorp distrik voor, terwyl laasgenoemde die droër bulte verkies), is dit gevind dat kunsmatige nisse wat deur boerdery en padmaakbedrywighede geskep is, die twee taksa in onmiddellike kruisingsafstand bymekaar bring, wat natuurlike verbastering tussen hulle tot gevolg het. Die natuurlike hibriede lyk soos die eksperimenteel-verwekte hibried nr. 174 uit kruisings tussen die twee genoemde taksa. Alhoewel die F_1 hibriede maar oënskynlik 50% vrugbare stuifmeelkorrels produseer en meeste van die F_2 min lewenskragtigheid vertoon, vind terugkruising in die natuur met genoemde twee taksa plaas sodat allerlei tussentipes in die veld in die nabyheid van hierdie taksa voorkom. Basterswerms soos deur Anderson (1949) beskryf, word dus inderdaad gevorm en dit is duidelik dat introgressiewe verbastering tussen die twee taksa plaasvind. Op hierdie grondslag moet *O. alticolum* en *O. miniatum* en die ander taksa waartussen gene-uitruiling moontlik is, as ekospesies beskou word.

Voorbeelde van taksa wat die status senospesies met betrekking tot mekaar beklee in die sin dat hibriede tussen hulle wel verkry kan word, maar dat gene-uitruiling tussen die taksa weens die onvrugbaarheid van die hibriede nie plaasvind nie, is as volg:

O. thyrsoides forma η en *O. alticolum*;
O. thyrsoides forma η en *O. flavissimum*;
O. lacteum en *O. flavissimum*;
O. lacteum en *O. miniatum* (oranje).

Die hibried *O. conicum* × *O. thyrsoides* is grotendeels onvrugbaar maar 'n paar sade word by terugkruising geset.

In ooreenstemming met die bevindings by ander plantsoorte is dit ook by Ornithogalum waargeneem dat 'n kruising tussen spesies dikwels in een rigting geluk, maar dat die resiproke kruising misluk. Sommige bepaalde ekotipes van 'n spesies kan ook dikwels alleenlik gekruis word met besondere ekotipes van 'n ander soort, bv. tot dusver kon *O. lacteum* forma van Sutherland alleen met die Bokbaai ekotipe van *O. thyrsoides* gekruis word. Verder verskil die F_1

hibriede van die resiproke kruisings somtyds van mekaar ten opsigte van fenotipiese voorkoms en vrugbaarheid, bv.

1. *O. virens* × *O. pretoriense* : F_1 lewenskragtig, blom baie.
   O. pretoriense × *O. virens* : F_1 swak lewenskragtig, blom nie (Plaat XIX).
2. *O. flavissimum* × *O. thyrsoides forma* η : F_1 kort en redelik vrugbaar.
   O. thyrsoides forma η × *O. flavissimum* : F_1 lank, maar onvrugbaar.

Hierdie verskynsel kan toegeskryf word aan die sitoplasmiese effek van die moederspesies op die hibriede-kern, soos ook deur Ölkers by *Streptocarpus* en Michaelis by *Epilobium* aangetoon is (sien Darlington, 1958).

Die wisselwerking van die hibriede-kern met die sitoplasma van die moederspesies, het blykbaar ook 'n nadelige effek op die ontwikkeling van die stuifmeelkorrels, want alhoewel die meiotiese delings van baie spesieshibriede betreklik normaal voorkom, vind 'n groot mate van mikrospoorafsterwing daarna plaas. Hierdie verskynsel bied 'n goeie isolasiemeganisme teen die uitruil van genetiese materiaal tussen spesies. Vollediger besonderhede oor die meiose van die hibriede sal elders verskaf word. Hier kan net nog gemeld word dat tydens meiose in die F_1 hibried uit die *O. virens* × *O. pretoriense* kruising, baie multivalente en chromosoom- en chromatied-brûe gevorm word wat daarop dui dat translokasies en inversies 'n rol gespeel het by die ontstaan van hierdie spesies se kariotipes. (Plaat XIX).

Een van die interessantste kruisings wat nog genoem kan word, is dié tussen *O. thyrsoides* (Bokbaai, 2n = 12) × *O. lacteum forma* (Sutherland, 2n = 10), wat hibried nr. 1269 gelewer het. Alhoewel hierdie sg. *O. lacteum forma* met geen ander *O. lacteum* ekotipe en verskeie *O. thyrsoides* ekotipes kruisverenigbaar is nie, het dit met die Bokbaai ekotipe van *O. thyrsoides* gekruis om genoemde hibried te gee wat 'n somatiese chromosoomaantal van 11 het. (Teksfig. 1). By een van die F_1 plante vorder meiose in die mikrosporosiete net tot die pachinema-diplonema stadium en daarna vind geen verdere chromosoomverdigting plaas om duidelike diakinese bivalente te vorm nie. Inderdaad is die verdere verloop van chromosoomdeling endomitoties of endomeioties en ontwikkel die mikrosporosiete direk tot mikrospore. Die gevolg is dat die tetraploiede stuifmeelkorrels wat uiteindelik gevorm word, van reuse grootte is verhoudelik tot die haploiede stuifmeelkorrels van die spesiesouers. By 'n ander F_1 plant is Metafase I stadia wel waargeneem, maar aangesien talle monovalente gevorm word, is die verdere verloop van meiose so abnormaal dat geen mikrospoortetrade ontstaan nie.

Ruimte ontbreek om 'n lys te gee van al die spesieskruisings wat misluk het, of wat nie-kiemkragtige saad gegee het, of waarvan die hibried saailinge nie lewenskragtig genoeg was om volwassenheid te bereik nie; net 'n paar van die belangrikste hiervan kan genoem word:

Resiproke kruisings tussen *O. lacteum* en *O. thyrsoides*

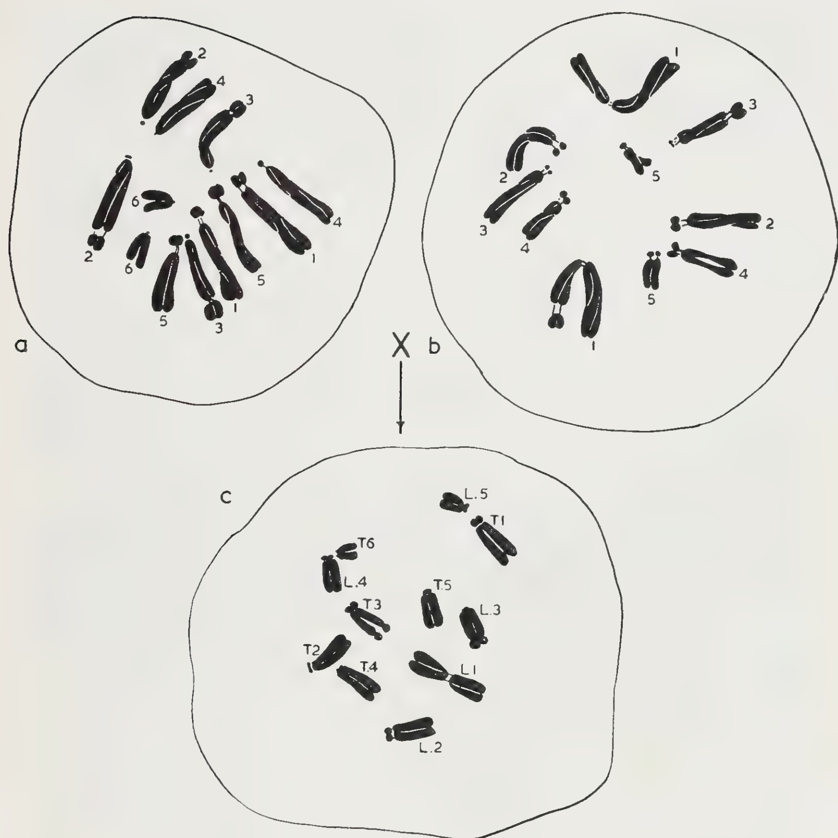
O. alticolum en *O. thyrsoides*
O. synanthifolium en *O. lacteum*
O. lacteum en *O. pruinosum*
O. lacteum en *O. alticolum*
O. lacteum en O. lacteum forma,
(Sutherland)
O. miniatum en *O. thyrsoides*
O. maculatum en alle spesies in Tabel I.
O. pruinosum en *O. thyrsoides*
O. ranunculoides en alle spesies in Tabel I.
O. thyrsoides en *O. flavissimum*
O. thyrsoides en *O. synanthifolium*

Kruisings tussen spesies wat verskillende tye van die jaar blom, kan gemaak word deur die stuifmeel van die spesies wat vroeg blom oor kalsiumchloried in die yskas by —1°C. te bewaar tot die ander spesies blom. Hibried nr. 390 (*O. conicum* v. *strictum* × *O. lacteum*) is bv. op die wyse verkry deur die *O. lacteum* stuifmeel vanaf einde November oor te hou tot die volgende Oktober (d.w.s. 11 maande) toe die *O. conicum* v. *strictum* blomme daarmee bestuif is. By die maak van baie kruisings is dit ook voordelig om in navolging van Emsweller (1951, 1952) 'n 1% naftaleenasetamied in lanolien (wolvet) pasta aan die vrugbeginsel se basis te smeer tydens bestuiwing—die vrugbeginsel hou langer goed sodat stadig groeiende stuifmeelbuise kans kan kry om die saadknoppe te bereik.

Manlikonvrugbaarheid is by verskeie spesies waargeneem. 'n Ondersoek van die *O. thyrsoides* populasie op Elsenburg het aangetoon dat 25 plante uit 'n totaal van 2,000 manlikonvrugbaar is. Uit kruisings wat met hierdie plante gemaak is, wil dit voorkom of die genetiese basis vir manlikonvrugbaarheid basies soortgelyk is aan dié van die ui, nl. 'n sitoplasmiese-faktor-resessiewe-kerngeen-wisselwerking (sien Pienaar, 1958), sodat Smsms genotipes onvrugbaar is, terwyl SMs-, NMs- en Nmsms genotipes vrugbaar is (S is die onvrugbaarheidsfaktor in die sitoplasma). Die oorerwing en openbaring van hierdie eienskap word egter deur modifiseerder gene en/of omgewingsfaktore affekteer.

Uit die selfbestuiwings en kruisingsresultate blyk dit dat uiteenlopende verskille ten opsigte van selfonverenigbaarheid bestaan. Talle spesies soos *O. conicum*, *O. lacteum*, *O. synanthifolium*, *O. flavissimum*, *O. ecklonii*, *O. saundersii*, ens. is besonder selfvrugbaar terwyl meeste van die ander spesies na selfbestuiwing ook geredelik saad produseer. Ekotipes en indiwiduele plante in populasies van *O. thyrsoides* is egter gevind wat heeltemal selfonverenigbaar is, bv. die Kruisfontein en Elsenburg ekotipes respektiewelik.

Outotetraploïdie is kunsmatig by *O. thyrsoides* induseer deur colchicine behandeling van jong saailinge. Die outotetraploiede plante is groter en vlesiger



TEKSFIGUUR 1.
C-metafase plate van (*a*) *O. thyrsoides*, Bokbaai biotipe; (*b*) *O. lacteum* forma, Sutherland biotipe; en (*c*) hibried nr. 1269 = *O. thyrsoides*, Bokbaai x *O. lacteum* forma, Sutherland (x2000).

met groter en mooier blomme as die diploiede kontrole. Uit 'n telersoogpunt het die induksie van poliploïdie beslis waarde. Die saad van die tetraploiede plante ontkiem egter swak. Die tetraploiede is ook met diploiede plante gekruis en het hoofsaaklik onvrugbare triploiede gelewer. Om die kompetisie tussen haploiede en diploiede stuifmeelbuise in diploiede en tetraploiede style vas te stel, is dubbelbestuiwing met diploiede en haploiede stuifmeel op die stempels

van tetraploiede en diploiede plante gedoen. Die volgende resultate is verkry (Tabel III):

TABEL 3
Chromosoomaantalle van F_1 plante na dubbelbestuiwing van diploiede en tetraploiede O. thyrsoides blomme met haploiede en diploiede stuifmeel.

Kruising nr. 1020: 4x♀ × 2x en 4x♂	Somatiese chromosoomaantalle van F_1 plante							
	12	18	20	23	24	25	26	27
Aantal F_1 plante	1	2	1	1	11	5	2	—
Kruising nr. 1022: 2x♀ × 2x en 4x♂								
Aantal F_1 plante	43	—	—	—	3	—	—	—

Oënskynlik funksioneer die diploiede stuifmeel beter as die haploiede stuifmeel by die tetraploiede, want 83% van die nageslag is te wyte aan die bevrugting van die eisel deur 'n diploiede manlike gameet. In teenstelling hiermee funksioneer die haploiede stuifmeel by bevrugting van die diploiede plante se eiselle in 93% gevalle. Die groot verskil in beide gevalle mag egter te wyte wees aan die differensiële afsterwing van die triploiede tydens die ontwikkeling van die embrio of in die saailingstadium. Triploiede word egter geredelik verkry deur kruisings tussen diploiede en tetraploiede te maak en die volwasse triploied is net so lewenskragtig soos die twee ouer tipes. Stuifmeelbuisgroei van diploiede stuifmeel in tetraploiede weefsel is dus blykbaar vinniger as dié van haploiede stuifmeel, terwyl die omgekeerde in die geval van die diploiede stylweefsel geld.

Die aneuploiede plante in die nageslag van die tetraploiede moederplant ontstaan waarskynlik as gevolg van die bevrugting van eiselle met $2x - 1$, $2x + 1$ en $2x + 2$ chromosoomkomplemente deur diploiede manlike gamete. Die volwasse aneuploiede plante verskil in voorkoms van die euploiede. Dit is egter duidelik uit Tabel III dat die tetraploied meer as 60% euploiede $2x$ eiselle vorm.

Die diploiede plant in die nageslag van die tetraploiede moederplant (Tabel III) is of te wyte aan die partenogenetiese ontwikkeling van 'n eisel, of 'n moontlike saadkontaminasie met saaityd. Die drie tetraploiede plante in die F_1 van die dubbelbestuifde diploiede moederplante kon ontstaan het deur die voorkeurbevrugting van diploiede aposporiese of diplosporiese kiemsakke deur die diploiede stuifmeel se gamete. Bevindings uit ander eksperimentele kruisings dui ook op die moontlikheid van sporadiese diploiede kiemsakontwikkeling by *O. thyrsoides*.

'n Sitologiese ondersoek van kiemsakontwikkeling by *O. thyrsoides* (Elsenburg ekotipe) en *O. virens* is gemaak om te probeer vasstel of diploiede kiem-

sakke wel gevorm word. Tot dusver is geen sulke kiemsakke waargeneem nie. Die kiemsakontwikkeling is volgens die patroon van die monosporiese 8-kernige Polygonum-tipe (Maheshwari, 1950) (Plaat XX en XXI), maar in plaas dat die sekondêre of versmeltingskern na vereniging van die twee polare kerne naby die eierapparaat lê, soos gewoonlik die geval is by die Polygonum-tipe kiemsakke, lê dit naby die antipodale selle, soos Battaglia (1959) ook by Scilla aangetoon het. Soos by Scilla lê die antipodale selle ook in 'n haustoriumagtige uitgroeisel van die kiemsak.

'n Volledige kariotipiese, sitogenetiese en sitotaksonomiese uiteensetting van die bogemelde bevindings, asook die gebruik daarvan by die teelt van beter cultivars, sal in hieropvolgende referate breedvoerig bespreek word.

Graag wil ek van die geleentheid gebruik maak om al die persone wat gehelp het met die versameling van die materiaal, hartlik te bedank vir hul gewaardeerde samewerking. Ook 'n besondere woordjie van dank aan mej. W. F. Barker en die ander personeellede van die Compton Herbarium, Kirstenbosch, vir hulle hulp met die identifikasie van die plante, en aan mnr. G. Albertse vir die versorging van die plante.

Verwysings

Anderson, E., 1937. Cytology in its relation to taxonomy. *Bot. Rev.* **3**: 335–350.

Anderson, E., 1949. Introgressive Hybridization. Wiley en Sons, New York.

Avdulov, N. P., 1931. Karyo-systematische untersuchungen der Familie Gramineen. *Bull. appl. Bot.*Suppl. Vol. **44**. Russian with German summary,428 pp.

Babcock, E. B., 1942. Systematics, cytogenetics and evolution in Crepis. *Bot. Rev.***8**: 139–190.

——— 1947. The Genus Crepis. Part 2. The Taxonomy, Phylogeny, Distribution and Evolution of Crepis. Univ. Calif. Press, Berkeley.

——— en Stebbins, G. L., 1938. The American Species of Crepis: Their Relationships and Distribution as Affected by Polyploidy and Apomixis. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* **504**: 1–200.

Baker, J. G., 1873. Revision of the genera and species of the Scilleae and Chlorogaleae. *Journ. Linn. Soc.*, **13**: 209–292.

——— 1896–97. Liliaceae. In Harvey, W. H. en Sonder, O. W. Flora Capensis, 6: 494–516. London.

Battaglia, E., 1955. New symbols in cytology. *Phytomorphology*, **5** (2, 3): 171–172.

——— 1955. A system for the symbolic representation of Karyotypes. *Bull. Torrey Bot. Club*, **82** (3): 163–167.

——— 1955. Chromosome morphology and terminology. *Caryologia*, **VIII**: 179–187.

——— 1957. Filogenesi del cariotipo nel genere Urginea. I-III. U. maritima (L.) Baker, U. Fugax (Morris) Steinh. Ed. U. Undulata (Desf.) Steinh. *Caryologia*, **IX**: 234–273.

——— 1957. Ricerche citotassonomiche nel genere Urginea: Urginea maritima (L.) Baker E. Urginea maura Maire. *Caryologia*, X: 244–274.

——— en Feeley, E., 1959. The embroy sac of Scilla pratensis Waldst. Et Kit. (Liliaceae) *Caryologia*, **XI**: 407–414.

Bentham, G. en Hooker, J. D., 1883. Genera Plantarum. Londini. (pp. 815–816 for Ornithogalum).

Chiarugi, A., 1950. Numeri Di Cromosomi Di Liliaceae. *Caryologia*, **3**: 148.

Clausen, J., 1951. Stages in the Evolution of Plant Species. Cornell Univ. Press, Ithaca.

———, J., Keck, D. D. en Hiesey, W. M., 1940. Experimental Studies on the Nature of Species. I. Effect of Varied environments on Western North American Plants. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* **520**: 1–452.

Darlington, C. D., 1937. Recent Advances in Cytology. Churchill, London.

——— 1956. Chromosome Botany. Allen en Unwin, London.
——— 1958. Evolution of Genetic Systems. 2nd Rev. Ed. Oliver en Boyd. London.
——— en La Cour, L. F., 1960. The Handling of Chromosomes. 3rd Rev. Ed. George Allen en Unwin, London.
——— en Wylie, A. P., 1955. Chromosome Atlas of Flowering plants. George Allen en Unwin, London.
De Launay, L. N., 1923. *Monit. Jard. Bot. Tiflis*, Ser. II, **2**.
——— 1925. The S-chromosomes in Ornithogalum L. *Science* **62**: 15–16.
——— 1926. Wesstn. *Tiflis Botan. Sada* **2**: 1.
——— 1926. Phylogenetische Chromosonenverkürzung. Zeitschr. F. Zellforsch. U. *Mikroskop. Anat.*, **4**: 338–364.
De Wet, J. M. J., 1957. Chromosome numbers in the Scilleae. *Cytologia*, **22** (2): 145–159.
Dobzhansky, T., 1951. Genetics and the Origin of Species. Third Rev. Ed. Columbia Univ. Press, New York.
Emsweller, S. L., 1951/52. Recent Advances in Breeding of Lilies. Lily Year Book.
Engler, A., 1888. Liliaceae. In Engler, A. and Prantl., K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, II, 5: 67 Leipzig.
Feinbrun, N., 1941. The genus Ornithogalum in Palestine and neighbouring countries. *Palest. Journ. Bot.*, J. Ser. II: 132–150.
Frankel, O. H. en Munday, A. 1962. The evolution of wheat. The Evolution of Living Organisms, A. Symp. Roy. Soc. Victoria held in Melbourne, Dec., 1959.
Gandoger, M., 1910 Novus conspectus florae Europae. Parisis-Lipsiae.
Geitler, L. 1929. Züchter, **1**: 243.
Giuseppe, M., 1950. Contributo Alla Cariologia Del Genere Ornithogalum. *Caryologia*, **III** (2): 156–164.
Goodspeed, T. H., 1954. The Genus Nicotiana. *Chronica Bot.*, **16**: 1–536.
Greeves, F. M., 1931. 930. Cited in Tischler, G.: *Pflanzliche Chromosonen-Zahlen Tab. Biol. Per.* **7**: 109–226.
Gregor, J. W., 1946. Ecotypic differentiation. *New Phytol.* **45**: 254–270.
Gustafsson, A., 1946. Apomixis in the Higher Plants. I. The Mechanism of Apomixis. *Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd.* **2**, 42 (3): 1–66.
——— 1947. Apomixis in the Higher Plants. II. The Causal aspects of Apomixis. *Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd.* **2**, 43 (2): 71–178.
——— 1947. Apomixis in the Higher Plants. III. Biotype and Species Formation. *Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd.* **2**, 44 (2): 183–370.
——— 1948. Polyploidy, life-form, and vegetative reproduction. *Hereditas*, **34**: 1–22.
Heitz, E., 1926. Der Nachweis der Chromosomen, Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form in Pflanzenreich. I. *Zeitschr. F. Bot.*, **18**: 625–681.
Holzer, K., 1952. *Öst. Bot.* **2**., 99: 118.
Ker-gawler, 1806. In *Curtis's Botanical Magazine*, **23**: 935, **24**: 953.
Krause, K. Liliaceae. In Engler, A. en Prantl, K. Die Natürlichen Pflanzen-familien. Zweite Auflage, 15a: 344-345. Leipzig.
Kihara, H., 1937. Genomanalyse Bei Triticum und Aegilops, VII. Kurze Übersicht über die Ergebnisse der Jahre 1934–36. *Mem. Coll. Agr. Kyoto Univ.*, **41**: 61 pp.
——— en Lilienfeld, F., 1949. Genomanalyse Bei Triticum und Aegilops, IX. Systematischer Aufbau der Gattung Aegilops auf Genomanalytischer Grundlage. *Cytologia*, **14**: 135–144.
——— en Lilienfeld, F., 1949. A New Synthesized 6x-Wheat. Proc. Eighth intern. Cong. Genet. (*Hereditas* Suppl. Vol): 307–319.
——— en Lilienfeld, F., 1954. Considerations on the evolution and distribution of Aegilops species based on the analyser-method. *Cytologia*, **19**: 336–357.
Lam, H. J., 1959. Taxonomy, general principles and Angiosperms. In Turril, W. B.—Vistas in Botany. Pergamon Press. London 3: 75.
Lauber, H., 1947. *Oesterr. Bot. Zeitschr.*, **94**: 30.
Leighton, F. M., 1944. A revision of the South African species of Ornithogalum L. Part I. *Journ. S. Afr. Bot.*,X: 83–110.
——— 1944. Part II. *Journ. S. Afr. Bot.* X: 111–122.
——— 1945. Part III. *Journ. S. Afr. Bot.* **XI**: 135–189.
Lewis, H., 1955. Specific and infraspecific categories in plants. Biological Systematics. Proc. 16th Ann. Biol. Coll. Oregon State College. Corvallis: 13–20.
——— 1957. Genetics and cytology in relation to taxonomy. *Taxon*, **6** (2): 42–46.

——— 1959. The nature of plant species. *Journ. Arizona Acad. Sc.*, **1** (1): 3–7.
LILIENFELD, F. A., 1951. H. Kihara: Genome-analysis in Triticum and Aegilops X. Concluding Review. *Cytologia*, **16**: 101–123.
LIMA-DE-FARIA, A. en SARVELLA, P., 1958. The organization of telomeres in species of Solanum, Salvia, Scilla, Secale, Agapanthus and Ornithogalum. *Hereditas*, **44** (2, 3): 337–346.
LÖVE, A., 1951. Taxonomical evaluation of polyploids. *Caryologia*, **3**: 263–284.
——— 1954. The foundations of cytotaxonomy. VI[e] Congr. Int. Bot. Paris Rapp.en Comm. Sect. 9, 10: 59–66.
——— en LÖVE, D.,1943. The significance of differences in the distribution of diploids and polyploids. *Hereditas*, **29**: 145–163.
MAHESHWARI, P., 1950. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. McGraw-Hill. New York.
MARTINOLI, G., 1950. Contributo Alla Cariologia. Genere Ornithogalum. *Caryologia*, **3**: 156–164.
MATSUURA, H. en SUTO, I., 1935. Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants I. *Journ. Fac. Sci. Hokk. Univ.* Ser. V, Bot., **5**: 33–76.
MCFADDEN, E. S. en SEARS, E. R., 1946. The Origin of Triticum spelta and its free-threshing hexaploid relatives. *J. Hered.*, **37**: 81–89, 107–116.
MUNTZING, A. Chromosomes in relation to species differentiation and plant breeding. In: Chromosomes Lectures held at the Conference on Chromosomes, Wageningen, April, 1956. W. E. J. Tjeenk Willink. Zwolle. 1956.
NAKAJIMA, G., 1936. Chromosome numbers in some crops and wild angiosperms. *Jap. Journ. Genetics*, **12**: 211–218.
NEVES, JOSE DE BARROS, 1952. Estudos Cariologicos no Genero Ornithogalum. *Bol. Soc. Brotheriana*, **26** (5): 192. (cf. *Biol. Abstr.* **29** (b): 1938. 1955).
——— 1950. Sobre a cariologia de Ornithogalum unifolium Ker-Gawl. *Bol. Soc. Brot.*, **XXIV** (2A Serie): 335–350.
——— 1952. Estudos cariologicos no genero Ornithogalum L. *Bol. Soc. Brot.*, **XXVI** (2a Serie): 5–192.
——— Sobre o amparelhamento Somatico em Ornithogalum Zeyheri Baker. *Bol. Soc. Brot.*, **XXVII** (2a Serie): 203–216. 1953a.
——— D'Ornithogalum Paterfamilias. Godr. *Bol. Soc. Brot.*, **XXX** (2a Serie): 141–154. 1956a.
NEVES, J. de B. Sobre a cariologia de Ornithogalum thyrsoides Jacq. *Las Ciencias*, **XVIII** (1). 1953b.
——— Sur la Caryologie D'Ornithogalum eigii Feinbr. *Bol. Soc. Brot.*, **XXX** (2a Serie): 155–166. 1956b.
NYGREN, A., 1954. Apomixis in Angiosperms. *Bot. Rev.* **20**: 577–649.
OKAMOTO, M., 1957. Identification of the chromosomes of the A and B genomes. *Wheat Inform Serv.* **5**: 7.
PERSON, C., 1959. On the question of somatic and secondary pairing in Ornithogalum. *Canad. J. Genetics and Cytol.* **1** (4): 347–352.
PIENAAR, R. de V., 1955. Combinations and variations of techniques for improved chromosome studies in the Gramineae. *Journ. S. Afr. Bot.* **XXI**: 1–9.
——— Manlik-onvrugbaarheid in Suid-Afrikaanse Uievariëteite. Verrig. le Kongr. S. Afr. Genet. Ver., Julie 1958. bl. 87–90.
POLYA, L., 1949. Chromosome numbers of some Hungarian plants, *Acta Geobot. Hung.* **6** (Ser. Nov. 1): 124–137.
——— 1950. Chromosome numbers of Hungarian plants, II *Annual Biol. Univ. Debrecen*, **1**: 46–56.
QUINTANILHA, A. en CABRAL, A., 1947. A new species of Liliaceae with six somatic chromosomes. *S. Afr. J. Sci.*, Vol. **XLIII**: 167–170.
ROLLINS, R. C., 1958. Taxonomy of the higher plants. In Steere, W. C.—Fifty Years of Botany: 192–208. McGraw-Hill, New York.
ROY, G., 1910. *Flore de France*, **12**: 411–419.
SAKAMURA, T., 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die verwandtschafts verhältnisse der Triticumarten. *Bot. Mag. Tokyo*, **32**: 150–153.
SALISBURY, E. J., 1959. Causal plant ecology. In Turril, W. B.—Vistas in Botany. Pergamon Press, London. 124–144.
SATO, D., 1942. Karyotype alteration and phylogeny in Lileaceae and allied families. *Jap. Journ. Bot.* 12: 57–171.

Sears, E. R., 1948. The cytology and genetics of the wheats and their relatives. Advances in Genetics, Vol. II: 239–270.

——— 1959. The systematics, cytology and genetics of wheat. In Kappert, H. en Rudorf, W—Handbuch der Pflanzenzüchtung. 2 Aufl. Bd. II, PP. 164–187.

Sharp, L. W., 1943. Fundamentals of Cytology. McGraw-Hill, New York.

Sporne, K. R., 1956. The phylogenetic classification of the Angiosperms. *Biol. Rev.*, **31**: 1–29.

Sprumont, G., 1928. Chromosomes et Satellites Dans Quelques Espèces D'Ornithogalum. *La Cellule*, **38**: 271–282.

Stebbins, G. L., 1950. Variation and Evolution in Plants. Columbia Univ. Press, New York.

——— 1958. Cytogenetics and evolution of the grass family. In Steere, W. C.—Fifty years of Botany: 166–191. McGraw-Hill, New York.

——— 1959. Genes, chromosomes, and evolution. In Turril, W. B.—Vistas in Botany. Pergamon Press, London, 258: 290.

Swanson, C. P., 1957. Cytology and Cytogenetics. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.

Therman, E., 1951. Somatic and secondary pairing in Ornithogalum. *Heredity* 5: 253–269.

Tischler, G., 1927/31/35/36/38. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. *Tab. Biol. Per.*, **4**: 1–83. *Tab. Biol. Per.* **7**: 109–226. 1931; **11**: 281–304. 1935; **12**: 57–115. 1936; **16**: 162–218. 1928.

——— 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Gravenhage.

Turesson, G., 1925. The plant species in relation to habitat and climate. *Hereditas*, **6**: 147–236.

——— 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*, **3**: 341–347.

Turrill, W. B., 1959. Plant geography. In Turril, W. B.—Vistas in Botany. Pergamon Press. London. 171–22–.

Valentine, D. H. en Löve, A., 1958. Taxonomic and biosystematic categories. *Brittonia*, **10** (4): 153–166.

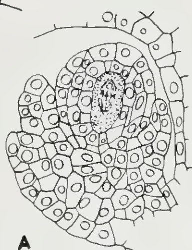
Warden, J., 1954. Ciclo nuclear nucleolar de Ornithogalum virens Lindl. *Portugaliae Acta Biol.* (*A*), **4**: 135–152.

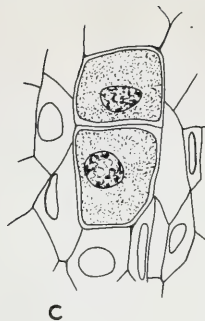
Weyers, W. H. en Reusch, J. D. H., 1952. A note on the cytology of Ornithogalum virens Lindl. *S. Afr. J. Sci.*, **49** (1); 21–24.

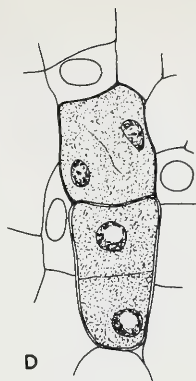
Plaat XXI.

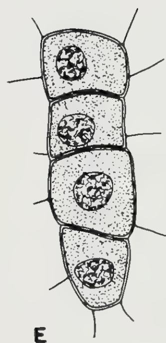
Ornithogalum virens, makrosporogenese en makrogametogenese. (A) Jong saadknop met makrospoormoedersel; (B) Makrospoormoedersel in metafase I stadium wat aldrie bivalente toon; (C) Diade; (D) Telofase II van makrosporogenese; (E) Tetrade van vier makrospore; (F) Chalazale makrospoor vergroot om eenkernige kiemsak te vorm terwyl die ander drie begin degenereer; (G) Eerste mitotiese metafase in eenkernige kiemsak; (H) Tweekernige Kiemsak; (I) Vierkernige kiemsak; (J) Mitotiese metafases in vierkernige kiemsak—al vier kerne deel sinkronies; (K) Agtkernige kiemsak; (L) Volwasse gedifferensieerde kiemsak met eisel, *e*, twee sinergiede, *s*, sekondêre of versmeltingskern, *s.n.*, en die drie antipodale selle, *a*, in die haustoriumagtige uitgroeisel.

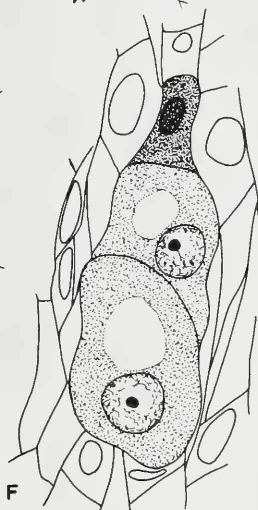

B

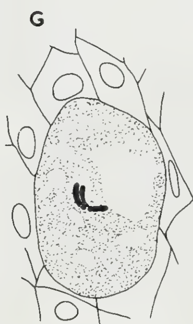

A

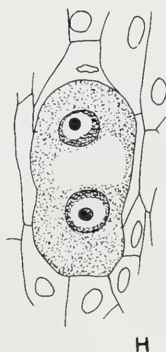

C

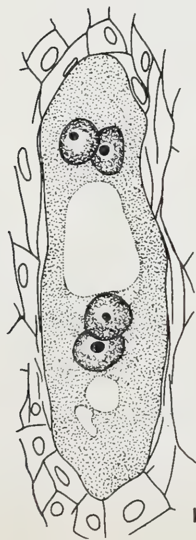

D

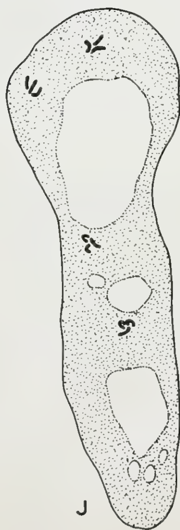

E

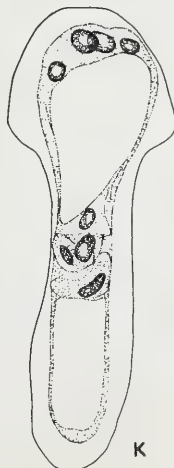

F


G


H


I


J


K


s
e
s.n.
a
L